DOI: 10. 11686/cyxb2025383
http://cyxb. magtech. com. cn
胡国强, 马霜, 雍嘉仪, 等. 干旱及复水对不同种源河北木蓝气孔结构与内源激素等生理特征的影响. 草业学报, 2026, 35(9): 34－46.
HU Guo-qiang, MA Shuang, YONG Jia-yi, *et al*. Effects of drought stress and rehydration on physiological characteristics such as stomatal structure and endogenous hormones in wild and cultivated *Indigofera bungeana* lines. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(9): 34－46.

干旱及复水对不同种源河北木蓝气孔结构与内源激素等生理特征的影响

胡国强[1], 马霜[2], 雍嘉仪[1], 邓文辉[1], 胡海英[1*]
(1. 宁夏大学林业与草业学院, 宁夏 银川 750021; 2. 宁夏吴忠市利通区农业技术推广服务中心, 宁夏 吴忠 751100)

摘要: 为了系统探究不同种源河北木蓝在干旱胁迫及复水后生理生化响应机制的差异, 本研究以野生种和栽培种河北木蓝为材料, 设置持续干旱处理 3、6、10 和 13 d 以及复水 2、7 d, 通过盆栽控水试验系统比较分析 2 种木蓝生物量积累、气孔结构变化、叶片相对含水量、细胞膜稳定性、抗氧化水平[过氧化氢酶(CAT)活性和过氧化氢(H_2O_2)含量]以及内源激素[生长素(IAA)、乙烯(ETH)和脱落酸(ABA)]含量等多个生理生化指标的动态变化。结果表明: 1)在干旱处理下, 2 种木蓝的总生物量、气孔密度和孔径、叶片相对含水量及乙烯含量较 CK 均下降, 而叶片相对电导率、CAT 活性、生长素和脱落酸含量较 CK 均升高。在干旱下, 野生种木蓝的叶绿素总含量和叶片 H_2O_2 含量降低, 根部 H_2O_2 含量升高; 而栽培种叶绿素总含量和 H_2O_2 含量均升高。2)复水处理后, 各指标均逐渐恢复至对照水平, 具有补偿生长能力。3)相关性分析表明, 2 种木蓝的气孔密度与叶片相对含水量、叶绿素与 H_2O_2 和激素含量、相对电导率与 CAT 活性、H_2O_2 与激素含量均呈极显著正相关($P<0.01$)关系。主成分分析显示, ABA、IAA、H_2O_2 含量和气孔孔径等主要指标在第一主成分上对干旱胁迫响应的累积贡献率为 57.6%, 而叶片相对含水量和 CAT 活性等主要指标在第二主成分上累积贡献率为 20.9%。由此可见, 2 种木蓝均能通过调节气孔结构以减缓水分流失, 激活抗氧化防御系统和内源激素信号通路, 维持膜稳定性, 从而提高耐旱性。其中, 栽培种在各指标响应上更为显著, 表现出更强的干旱适应能力。

关键词: 河北木蓝; 干旱及复水; 气孔形态; 细胞膜稳定性; 内源激素

Effects of drought stress and rehydration on physiological characteristics such as stomatal structure and endogenous hormones in wild and cultivated *Indigofera bungeana* lines

HU Guo-qiang[1], MA Shuang[2], YONG Jia-yi[1], DENG Wen-hui[1], HU Hai-ying[1*]
1. *College of Forestry and Prataculture, Ningxia University, Yinchuan* 750021, *China*; 2. *Agricultural Technology Extension Service Center of Litong District, Wuzhong* 751100, *China*

Abstract: The aim of this study was to quantify and compare the physiological and biochemical responses between wild and cultivated *Indigofera bungeana* lines under drought stress and rehydration. Wild and cultivated varieties of *I. bungeana* were subjected to a progressive drought stress treatment for 3, 6, 10 and 13 days, imposed by controlling the water level in pots, followed by rehydration for 2 and 7 days. We conducted a comparative analysis based on multiple physiological and biochemical indicators, including biomass accumulation, stomatal morphology,

收稿日期: 2025-09-23; 改回日期: 2025-11-03
基金项目: 宁夏重点研发计划项目(2022BEG02011)和宁夏重点研发计划引才专项(2024BEH04147)资助。
作者简介: 胡国强(2002－), 男, 甘肃平凉人, 在读硕士。E-mail: 393286228@qq. com
*通信作者 Corresponding author. E-mail: haiying@nxu. edu. cn

leaf relative water content (RWC), cell membrane stability, antioxidant indexes [catalase (CAT) activity and hydrogen peroxide (H_2O_2) content], and the contents of endogenous hormones [auxin (IAA), ethylene (ETH), abscisic acid (ABA)]. The main results were as follows: 1) Under drought stress, compared with CK, the total biomass, stomatal density and aperture, leaf RWC, and ETH content decreased, whereas leaf relative electrical conductivity (REC), CAT activity, and IAA and ABA contents increased. Under drought stress, total chlorophyll and leaf H_2O_2 contents decreased in the wild variety, while root H_2O_2 contents increased. In contrast, both total chlorophyll and H_2O_2 contents increased under drought stress in the cultivated variety. 2) After rehydration, all indexes gradually returned to the control level, indicating that the plants were capable of compensatory growth after drought. 3) Correlation analyses revealed extremely significant positive correlations ($P<0.01$) between stomatal density and leaf RWC, chlorophyll content, H_2O_2 content, hormone contents, REC, and CAT activity in the two varieties of *I. bungeana*. In a principal component analysis, the first principal component (PC1) accounted for 57.6% of the variance, and was predominantly characterized by high loadings of ABA, IAA, H_2O_2 contents, and stomatal aperture; the second principal component (PC2) explained 20.9% of the variance, and was mainly associated with leaf RWC and CAT activity. These results show that both varieties of *I. bungeana* reduced the rate of water loss under drought stress by regulating stomatal structure, activating their antioxidant defense system and endogenous hormone signaling pathways and maintaining membrane stability, as resistance responses to drought stress. Of the tested varieties, the cultivated variety showed more significant responses of the various indexes to drought stress, demonstrating stronger drought adaptability.

Key words: *Indigofera bungeana*; drought and rehydration; stomatal morphology; cell membrane stability; endogenous hormones

全球气候变化导致极端干旱气候频发,对植物生长发育及农作物生产已产生深远影响[1-2]。在植物生长过程中,水分是维持生理活动和结构稳定的关键因素,而干旱胁迫会打破植物体内的水分平衡,引起代谢过程紊乱,进而产生一系列负面影响,如植物生长发育受限、植株生长缓慢、叶片枯黄等[3]。为了应对干旱引起的水分匮乏,植物逐渐进化出一系列复杂的生理生化代谢机制,包括调节气孔关闭、特定渗透调节物质的积累、抗氧化酶系统的启动、内源激素含量的调节及胁迫响应基因的表达等[4-8]。

干旱/半干旱区普遍存在土壤连续干旱和降水交替的现象,干旱-复水试验设计与其具有生态模拟一致性[9]。多名学者[10-11]通过干旱后复水的试验发现,此过程不是简单的生理恢复,而是涉及损伤修复与代谢重建的动态过程,其中植物会产生补偿性生长。但补偿效应因干旱强度、干旱持续时间和植物自身抗逆性等存在差异。因此,植物抗旱机制的研究应兼顾干旱胁迫抗性及干旱复水后的修复能力两个维度[12]。

河北木蓝(*Indigofera bungeana*)为豆科木蓝属(*Indigofera*)多年生直立灌木,兼具广域覆盖、强固土能力、强抗逆性及优异水土保持功能[13]。木蓝属植物种类较为丰富,有79种9变种,43个特有种,2个引进种,主要分布在我国西南部及南部地区,少数生长在东北和内蒙古地区,在宁夏六盘山地区分布有2个[14-16]。

木蓝生长迅速,固氮能力较好,营养丰富,蛋白含量高,适口性好,也可作为优质饲草和绿肥[17-18]。研究表明,木蓝较胡枝子(*Lespedeza bicolor*)和紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)具有更高的水分利用效率,抗旱性更强,其叶片粗蛋白含量为粗纤维的两倍多[19]。目前,不同种源木蓝对干旱-复水过程中气孔形态及内源激素含量等生理性状的响应特征尚未明确。

因此,本研究以2种木蓝为对象,设置不同干旱胁迫梯度和复水处理,比较研究2种木蓝的气孔形态、抗氧化物质以及内源激素含量等指标的变化特征,初步揭示干旱及复水处理时2种木蓝的生理响应机制及其种源差异,以期为木蓝优良抗旱新品种培育提供前期试验参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选用河北木蓝属中两种不同类型的种质资源：野生种(wild species，ML)采自宁夏六盘山国家级自然保护区(35°35′ N，106°31′ E)，栽培种(cultivated species，MJ)为人工驯化的改良品种，其种源由宁夏大学林业与草业学院实验室保藏。

1.2 试验处理

试验分为两个阶段实施，于2022年3—8月在宁夏大学草业科学实验室及农科基地玻璃温室(38°51′ N，106°13′ E)完成，期间记录温室内日均温度26～30 ℃、日均湿度52%～67%。

繁育过程在2022年3月进行，首先筛选外观完整、无虫害的两种类型种子在穴盘中育苗，待胚轴生长至5 cm时移栽至特定花盆。期间测定土壤最大田间持水量为28%。2022年4月开始，当幼苗株高趋近10 cm且长势均衡后启动第二阶段水分调控试验。为确保土壤蒸发量可控，用0.5 mm厚聚乙烯颗粒覆盖表土，通过物理隔离方式使水分损耗仅通过植株蒸腾作用发生。

试验采用盆栽土培人工控水法，设置4个干旱梯度处理和2个复水处理(drought and rehydration，DR)，干旱时间分别为3、6、10和13 d，复水时间为2、7 d。以正常供水作为对照(CK)，其土壤含水量为田间持水量的70%～80%。当田间持水量达到20%±5%时进行复水。每个处理设置3次生物学重复。试验期间使用便携式TDR水分速测仪(Handi—TRASE TDR，美国)监测各处理土壤含水量变化，动态水分管理通过每日傍晚定时补灌实现。定期于胁迫阶段第3、6、10、13天及复水后第2、7天采集样品，取一部分样品用于测定气孔密度和孔径、叶片相对含水量和相对电导率；剩余鲜样用液氮冷冻，—80 ℃冰箱保存，用于其他生理指标的测定。

1.3 测定方法

总生物量：选取各处理的5株完整样品，经滤纸充分吸干表面水分后，使用1/10000分析天平(LE204E/02，上海)精确称量鲜样质量。样品经105 ℃快速杀青处理30 min后，转入70 ℃烘箱中继续干燥至质量恒定，冷却后称量得到总生物量。

气孔密度和气孔孔径：取各处理木蓝无病虫害叶片的中间部位，放入装有福尔马林-乙酸-酒精(formalin aceto alcohol，FAA)固定液的5 mL离心管中24 h，将组织从固定液中取出清洗，晾干水分在叶下表皮涂抹透明指甲油，撕下表皮放置于载玻片，最后用光学显微镜(ECHO|REBEL，美国)在60倍目镜下观察[20]。气孔密度换算成1 mm^2的气孔个数表示，使用测定的气孔长度、宽度表示气孔孔径。

叶绿素含量：称取去除中脉并剪成小块的植物新鲜叶片0.1 g于试管中，加入10 mL浸提液(80%丙酮溶液)，在黑暗下浸提12～24 h，中途摇晃3～4次，直至材料变白后测定663和646 nm处的吸光值，并计算叶绿素a、叶绿素b、叶绿素总量及叶绿素a与叶绿素b的比值(叶绿素a/b)[21]。

叶片相对电导率(relative electrical conductivity，REC)：取完整的植株叶片，用蒸馏水漂洗后擦干，剪取0.3 g放入试管中，加入30 mL蒸馏水，室温下浸提3 h，测定初始电导率(R_0)，然后置于沸水浴中20 min，等冷却至室温后测定沸水浴后电导率(R_1)。计算公式[22]如下：

$$REC(\%) = R_0/R_1 \times 100$$

叶片相对含水量：取健康的植物叶片测鲜重(W_f)，后将叶片放入蒸馏水中8～12 h，直至达饱和状态，擦干叶片表面水分称量得到饱和鲜重(W_t)，最后将叶片置于105 ℃烘箱杀青30 min后再置于85 ℃烘箱烘至恒重，测得干重(W_d)。计算公式[23]如下：

$$相对含水量(\%) = \left[(W_t - W_d)/(W_f - W_d)\right] \times 100$$

过氧化氢含量及过氧化氢酶活性：各处理下的过氧化氢酶(catalase，CAT)活性和过氧化氢(hydrogen peroxide，H_2O_2)含量采用试剂盒法(试剂盒采购自北京索莱宝科技有限公司)测定[24]。

内源激素[生长素(auxin，IAA)、乙烯(ethylene，ETH)、脱落酸(abscisic acid，ABA)]含量：分别选取0.5 g新鲜采摘的植物叶部和根部样品，在液氮中研磨成粉末，将其与3 mL的80%甲醇于4 ℃下混合4 h，4 ℃、10000 r·

min^{-1}离心 20 min。收集上清液，用作激素提取液。采用ELISA试剂盒（上海酶联生物科技有限公司）测定内源激素含量，用酶标仪（SP-Max2300A2，上海闪谱生物科技有限公司）在450 nm处测定吸光度，用标准曲线法计算待测激素的含量[25]。

1.4　数据处理

所有的试验数据采用Excel 2019整理，运用SPSS 22.0软件对各生长指标、生理指标及内源激素含量等进行单因素方差分析（one-way ANOVA），采用Duncan's多重极差检验法进行组间差异显著性检验（$P<0.05$），并采用Origin 2022绘图。

2　结果与分析

2.1　干旱胁迫与复水对2种木蓝总生物量的影响

随生育进程的推进，野生种、栽培种木蓝的总生物量不断积累，且栽培种木蓝的总生物量积累大于野生种。干旱胁迫时野生种、栽培种木蓝的总生物量相较于CK均呈下降趋势。其中，野生种木蓝的总生物量在干旱处理13 d时较其对照极显著降低18.97%；栽培种木蓝的总生物量在干旱6、10和13 d时较其对照极显著降低18.53%、20.07%、21.49%（$P<0.01$）。在复水7 d后，2种木蓝的总生物量均趋于对照水平（图1）。

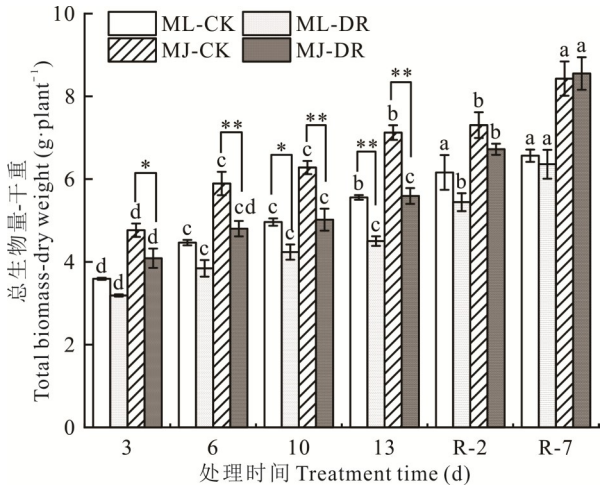


图1　干旱胁迫与复水对2种木蓝总生物量的影响

Fig. 1　Effects of drought stress and rehydration on the total biomass of two species of *I. bungeana*

ML：野生种 Wild species；MJ：栽培种 Cultivated species；CK：对照 Control；DR：干旱胁迫和复水处理 Drought stress and rehydration treatment. 不同小写字母表示同一种木蓝的不同处理（CK或DR）在不同干旱处理时间下差异显著（$P<0.05$）；*和**表示同一干旱处理时间下同种木蓝干旱胁迫和复水处理（DR）与对照（CK）差异显著（*：$P<0.05$，**：$P<0.01$）。3、6、10、13为干旱天数；R-2、R-7表示复水2、7 d。下同。Different lowercase letters indicate significant differences in different drought treatment times among different treatments (CK or DR) of the same *I. bungeana* species ($P<0.05$); *, ** denote significant difference between drought stress and rehydration treatment (DR) and control (CK) of the same species of *I. bungeana* under the same drought duration (*: $P<0.05$, **: $P<0.01$). 3, 6, 10, 13: Drought duration (days); R-2, R-7: 2,7 days after rehydration. The same below.

2.2　干旱胁迫与复水对2种木蓝气孔形态结构的影响

除栽培种木蓝在持续干旱处理6 d时气孔孔径相较CK增大外，其他干旱处理下2种木蓝的气孔密度、气孔孔径相较于CK均呈减小的趋势。其中，干旱处理第10天，野生种和栽培种木蓝的气孔密度与CK相比分别下降53.33%和64.29%，且差异达到极显著水平（$P<0.01$）。干旱处理13 d时，野生种、栽培种木蓝的气孔密度相较CK分别极显著降低了68.75%、64.29%（$P<0.01$）。在干旱处理13 d时，相较于CK，野生种木蓝的气孔孔径极显著降低了61.94%（$P<0.01$），栽培种木蓝显著降低了46.20%（$P<0.05$）。复水处理7 d后，2种木蓝的气孔孔径表现出超补偿效应，而气孔密度仍低于CK处理（图2）。

2.3　干旱胁迫与复水对2种木蓝叶绿素含量的影响

在干旱处理6 d时，野生种木蓝的叶绿素a含量、叶绿素总量相较于CK分别显著降低了32.71%、31.97%（$P<0.05$）。栽培种木蓝的叶绿素a含量、叶绿素总量在干旱处理6、10、13 d时均极显著高于CK（$P<0.01$）。栽培种木蓝的叶绿素b含量、叶绿素a/b随干旱胁迫时间的增加而逐渐增加，且均高于CK。其中，栽培种木蓝的叶绿素b含量在干旱处理6和10 d时相较于CK极显著增加了46.16%和60.24%（$P<0.01$）；叶绿素a/b在干旱处理10 d时较CK显著增加了28.60%（$P<0.05$）。复水处理7 d后，2种木蓝的叶绿素含量均恢复至对照水平，表现出补偿生长的特征（图3）。

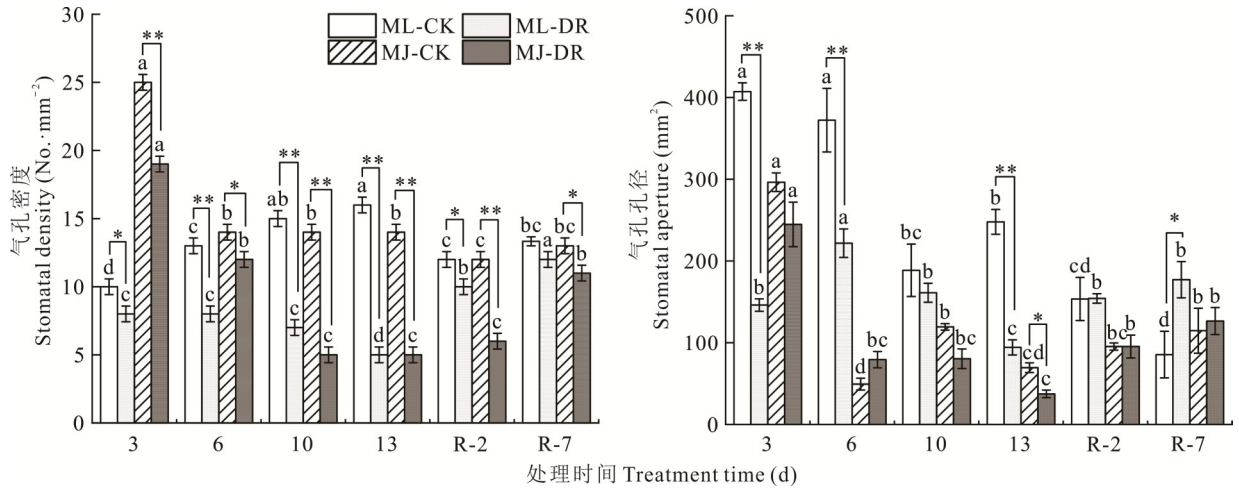


图2 干旱胁迫与复水对2种木蓝气孔密度和孔径的影响

Fig. 2 Effects of drought stress and rehydration on stomatal density and aperture of two species of *I. bungeana*

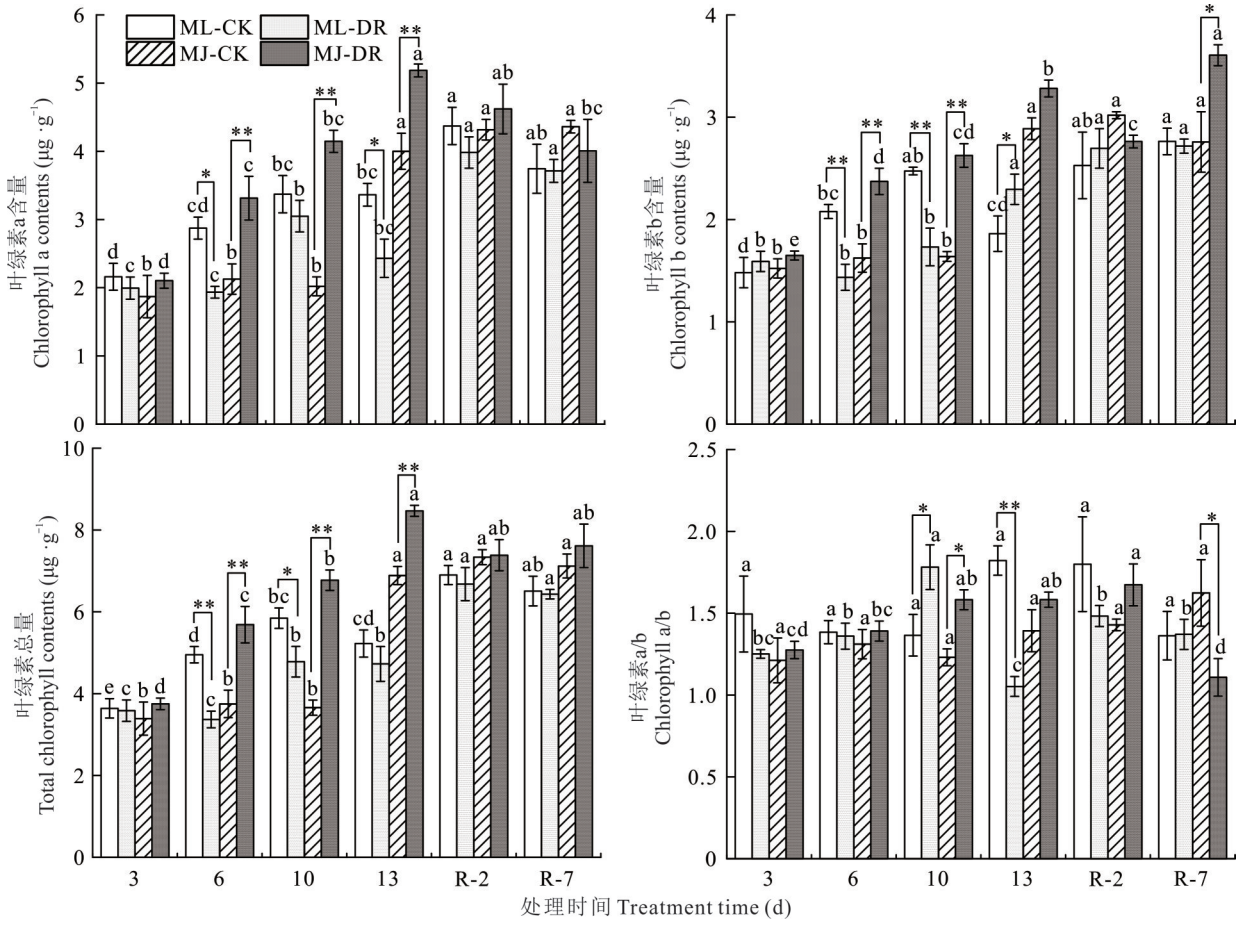


图3 干旱胁迫与复水对2种木蓝叶绿素含量的影响

Fig. 3 Effects of drought stress and rehydration on chlorophyll contents of two species of *I. bungeana*

2.4 干旱胁迫与复水对2种木蓝叶片相对电导率与相对含水量的影响

随着干旱胁迫程度的增加，2种木蓝的叶片相对电导率均逐渐升高，干旱胁迫处理13 d时显著高于其他干旱处理时间（$P<0.05$），野生种木蓝、栽培种木蓝相较于CK分别极显著增加了62.47%、77.11%（$P<0.01$）。栽培种木蓝的叶片相对电导率变化幅度大于野生种。在干旱胁迫下，2种木蓝的叶片相对含水量相较于CK均显著降低（$P<0.05$）。复水处理7 d后，叶片相对电导率和相对含水量均恢复至CK水平（图4）。

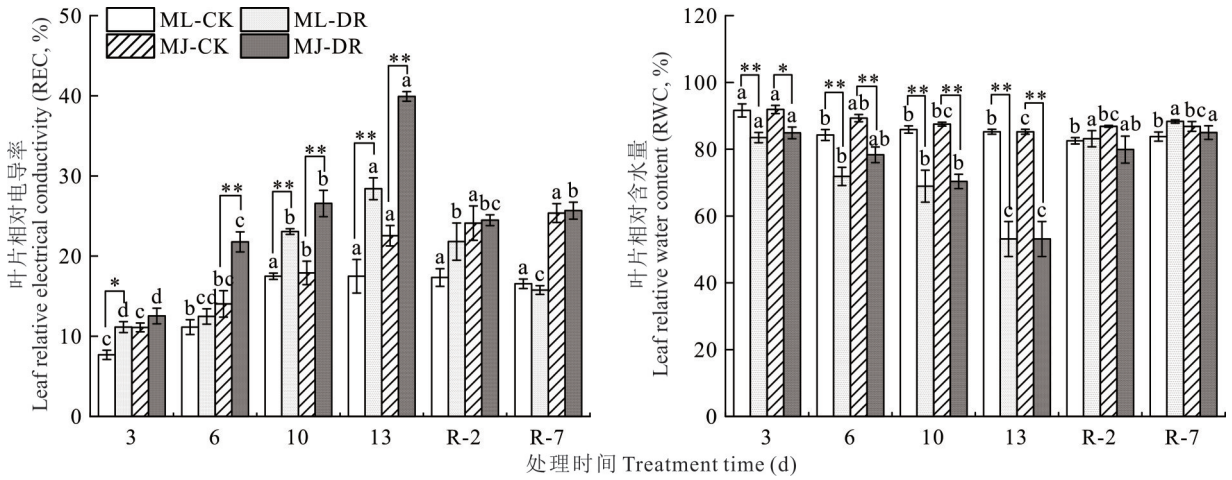


图 4　干旱胁迫与复水对 2 种木蓝叶片相对电导率和相对含水量的影响

Fig. 4　Effects of drought stress and rehydration on the leaf relative electrical conductivity and relative water content of two species of *I. bungeana*

2.5　干旱胁迫与复水对 2 种木蓝过氧化氢含量及过氧化氢酶活性的影响

随干旱胁迫程度的增加，2 种木蓝叶、根中 H_2O_2 呈积累趋势，CAT 活性也逐渐提升；除 2 种木蓝根中 H_2O_2 含量外，叶片 H_2O_2 含量及叶片、根系 CAT 活性在干旱处理 13 d 时均显著高于其他干旱处理（$P<0.05$）。干旱胁迫下，野生种、栽培种木蓝的 CAT 活性相较于 CK 差异均极显著（$P<0.01$）。其中，干旱处理 13 d 时，野生种、栽培

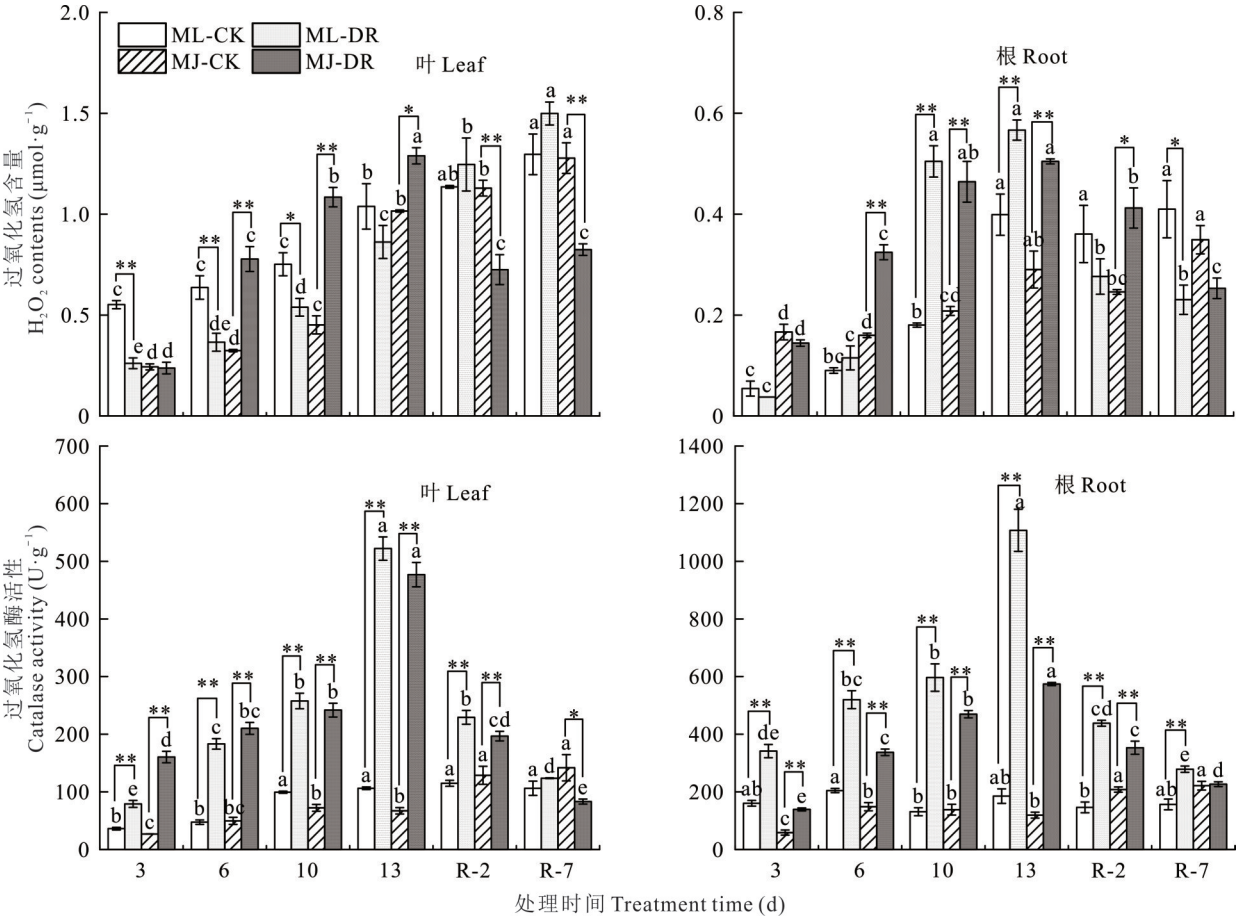


图 5　干旱胁迫与复水对 2 种木蓝过氧化氢含量和过氧化氢酶活性的影响

Fig. 5　Effects of drought stress and rehydration on H_2O_2 contents and catalase activity of two species of *I. bungeana*

种木蓝叶中的CAT活性相较于CK极显著增加了391.49%、609.31%，根中的CAT活性相较于CK极显著增加了497.56%、381.46%（$P<0.01$）。栽培种木蓝叶和根中的H_2O_2含量、CAT活性变化幅度大于野生种。复水处理7 d后，野生种木蓝叶、栽培种木蓝根中的H_2O_2含量表现出恢复能力，而CAT活性基本恢复至CK水平（图5）。

2.6 干旱胁迫与复水对2种木蓝内源激素含量的影响

随着干旱胁迫程度的增加，ML-DR和MJ-DR叶和根中的生长素（IAA）、乙烯（ETH）、脱落酸（ABA）含量逐渐升高，在干旱处理13 d时均达到最大，且显著高于干旱处理3、6 d（$P<0.05$）。与CK相比，干旱处理13 d时野生种、栽培种木蓝根中的IAA含量分别显著增加了31.40%、56.23%（$P<0.05$），ABA含量分别显著增加了49.88%、29.04%（$P<0.01$）；而叶中的ABA含量分别显著增加了63.77%、35.74%（$P<0.01$），ETH含量分别

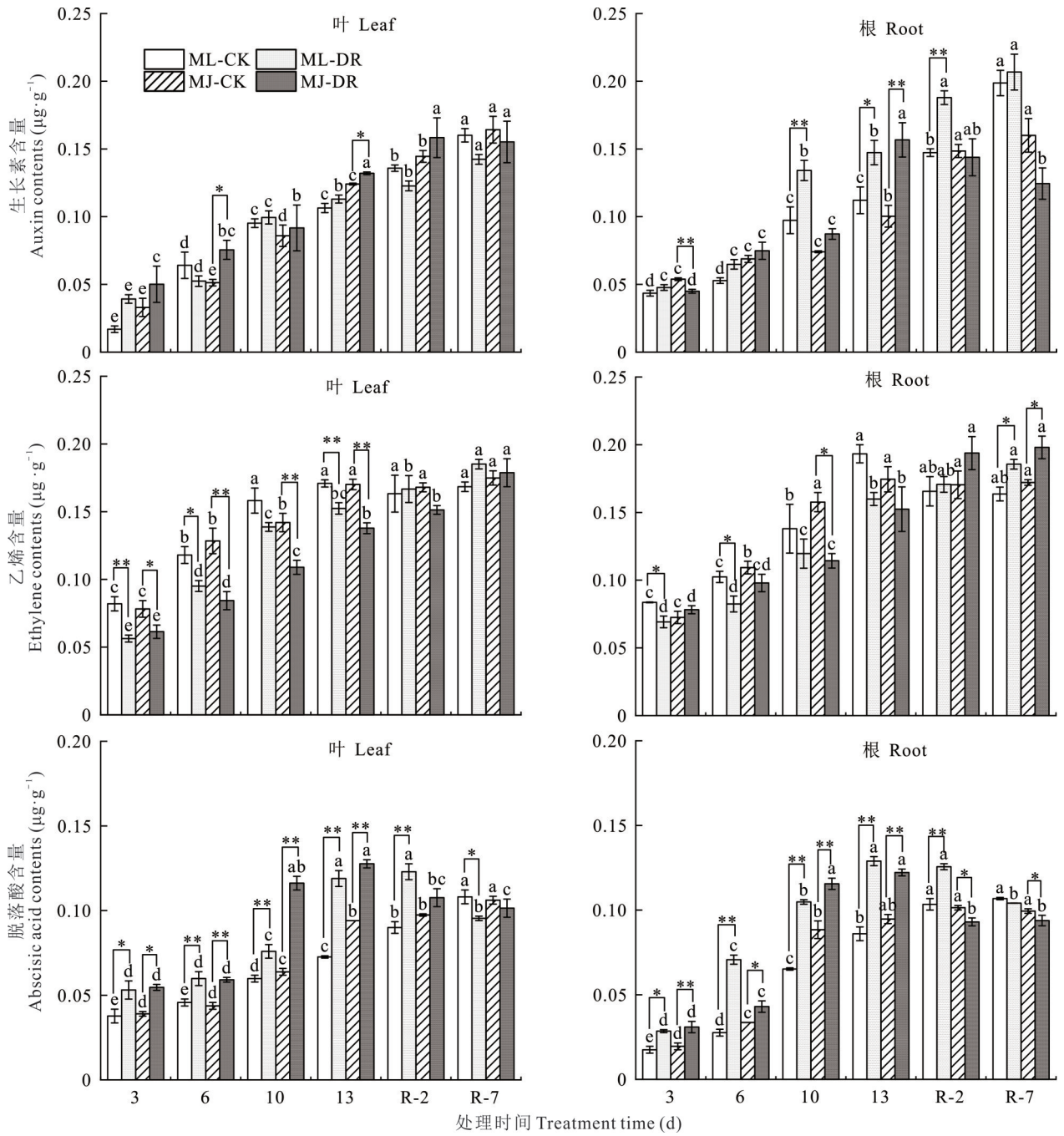


图6 干旱胁迫与复水对2种木蓝内源激素含量的影响

Fig. 6 Effects of drought stress and rehydration on endogenous hormones contents of two species of *I. bungeana*

显著降低了 10.83%、19.00%（$P<0.01$）。复水 7 d 后，除 2 种木蓝根中 ETH 含量、野生种木蓝叶片中 ABA 含量及栽培种木蓝根中 ABA 含量外，其余 2 种木蓝叶与根组织中 IAA、ETH、ABA 含量均基本恢复至 CK 水平（图 6）。

2.7　相关性与主成分分析

干旱－复水条件下，野生种木蓝总生物量与气孔密度、H_2O_2、内源激素含量呈极显著正相关（$P<0.01$）关系，气孔密度与叶绿素 a 及叶绿素总量呈极显著正相关（$P<0.01$）关系。栽培种木蓝的气孔密度与叶绿素含量、相对电导率、H_2O_2、内源激素含量呈极显著负相关（$P<0.01$）关系，与气孔孔径呈极显著正相关（$P<0.01$）关系；叶绿素含量与相对电导率、H_2O_2、CAT 活性呈极显著正相关（$P<0.01$）关系；叶绿素 a、叶绿素总量与相对含水量呈极显著负相关（$P<0.01$）关系；相对含水量与 H_2O_2 含量呈极显著负相关（$P<0.01$）关系（图 7）。

主成分分析结果显示，第一主成分累积贡献率为 57.6%，第二主成分为 20.9%，共计 78.5%。其中，PC1 主要由 H_2O_2 含量、气孔孔径、叶绿素含量和 IAA 含量主导，PC2 则主要受相对含水量和 CAT 活性影响，野生种与栽培种木蓝的指标分布区域呈明显重叠的特征（图 7）。

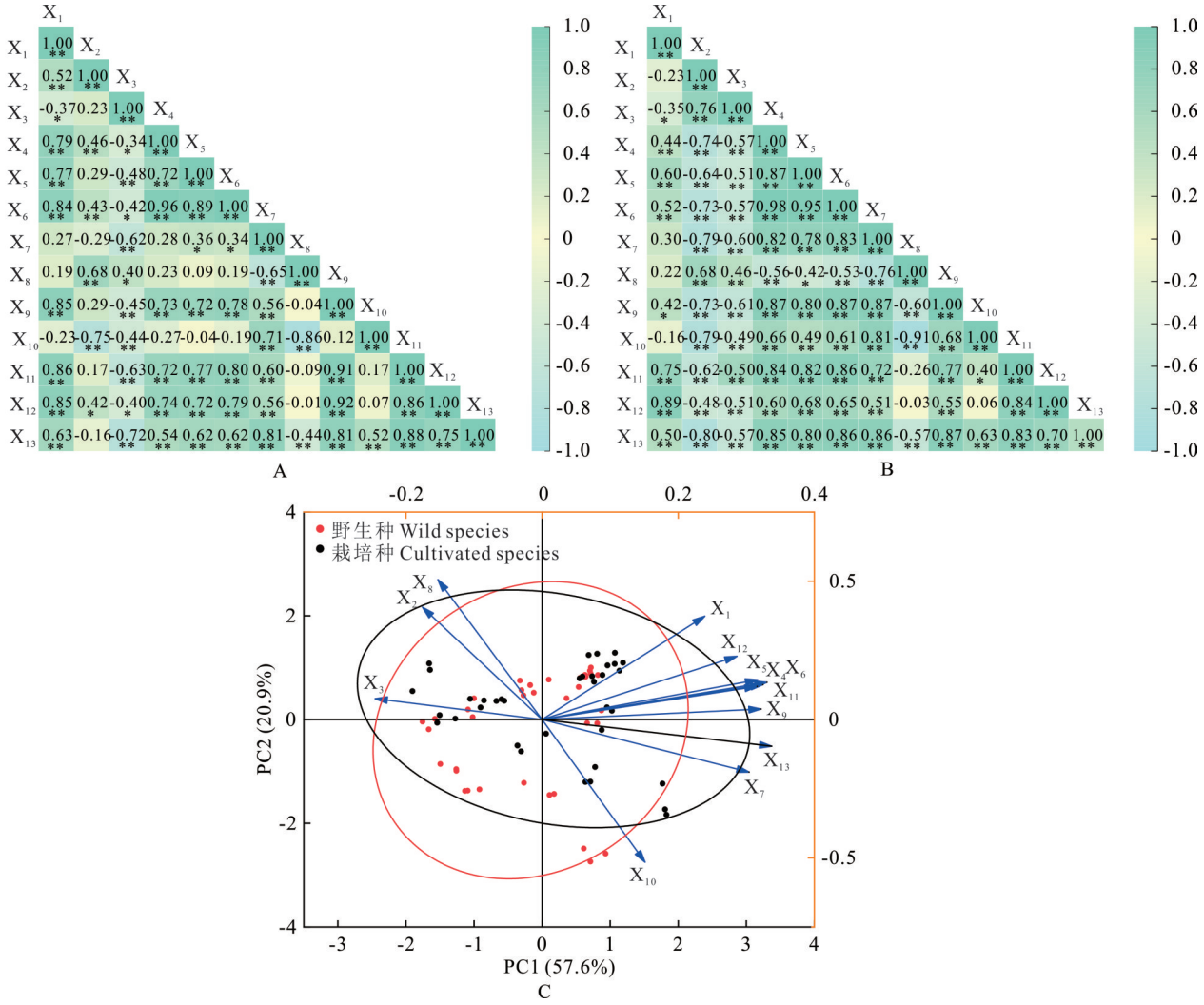


图 7　干旱胁迫与复水条件下 2 种木蓝各指标间的相关性和主成分分析

Fig. 7　Correlation and principal component analysis of each index among two *I. bungeana* species under drought stress and rehydration conditions

A：野生种 Wild species；B：栽培种 Cultivated species；C：主成分分析 Principal component analysis. X_1：总生物量 Total biomass；X_2：气孔密度 Stomatal density；X_3：气孔孔径 Stomatal aperture；X_4：叶绿素 a Chlorophyll a；X_5：叶绿素 b Chlorophyll b；X_6：叶绿素总量 Total chlorophyll；X_7：相对电导率 Relative electrical conductivity；X_8：相对含水量 Relative water content；X_9：过氧化氢 Hydrogen peroxide；X_{10}：过氧化氢酶 Catalase；X_{11}：生长素 Auxin；X_{12}：乙烯 Ethylene；X_{13}：脱落酸 Abscisic acid.

3 讨论

3.1 干旱及复水条件下木蓝的生物量及气孔形态特征

植物对干旱胁迫的响应是一个复杂且综合的过程,其中,生长及生物量的变化最显著[26]。本研究发现,持续干旱处理后,2种木蓝的总生物量均受到抑制,且随着干旱胁迫时间的延长,抑制程度增加;复水处理后,总生物量逐渐恢复,栽培种木蓝的恢复程度好于野生种。这与赵英等[27]对蝟蜞菊(*Wedelia chinensis*)的研究结果一致,表明干旱胁迫抑制植物生长,复水后植物可通过补偿效应恢复生长,但补偿效应因植物种类和干旱程度而异。其中,栽培种木蓝在持续干旱13 d时生物量下降幅度更大,且复水后恢复速率更快,说明栽培种木蓝经人为驯化后的生长适应弹性比较大。

气孔是植物与外界进行水气交换的关键通道,其形态结构的动态变化是植物响应干旱时的重要即时调节机制[28]。陈默等[29]和刘紫俊等[30]对木薯(*Manihot esculenta*)和大白菜(*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*)的研究表明,两者的气孔密度增大、孔径减小,以此协同调控蒸腾作用。而在本研究中,2种木蓝的气孔密度与孔径随干旱胁迫程度增加均表现出减小的趋势,这一点与以上研究结果不同,在复水后两者均有所恢复。可见,与部分植物在干旱条件下气孔密度升高的调节作用不同,木蓝通过减少气孔数量与孔径,增加了水分蒸发的阻力,降低光合和蒸腾作用,进而减缓水分散失,从而实现"结构性避旱"[31]。复水后2种木蓝的气孔孔径出现超补偿效应,表明其在干旱解除后具备较强的恢复能力,但栽培种木蓝的气孔恢复效果要优于野生种。

3.2 干旱及复水条件下木蓝的细胞膜透性和保护酶活性特征

干旱会导致植物细胞原生质脱水,膜系统受损,使膜的透性增大,但保护酶活性通常增高,表明清除活性氧的能力增强。因此,保持质膜稳定性与抗氧化防御系统活性在植物抵御干旱胁迫中发挥重要作用[32]。本研究中,2种木蓝叶片相对电导率随干旱胁迫程度增加而升高,叶片相对含水量则显著降低,这与王洋等[33]和赵颢等[34]的研究结果一致,反映了干旱导致膜透性增加、细胞脱水的共性生理响应。但不同种源木蓝的H_2O_2含量与CAT活性的响应特征不同:野生种仅根部的H_2O_2含量升高,叶片H_2O_2含量降低,而栽培种叶和根中的H_2O_2含量均升高;2种木蓝叶和根中的CAT活性均增强,且栽培种增幅更大。这种差异表明,野生种可能依赖根部氧化信号传导启动防御,而栽培种通过全身协同启动防御,以较高的H_2O_2作为信号分子激活更多的抗逆基因表达[35]。同时,栽培种木蓝更高的CAT活性可避免活性氧过度积累造成的损伤,使其具有更高的氧化胁迫耐受阈值,膜稳定性更强。

叶绿素含量的变化进一步印证了不同植物种源间的光合适应差异。有研究表明干旱胁迫会抑制叶绿素的合成[36],但本研究中栽培种木蓝的叶绿素a、叶绿素总量随干旱胁迫增加而显著升高,野生种则显著降低,不同种源木蓝叶绿素含量存在差异可能与抗氧化能力相关。栽培种木蓝较高的CAT活性减少了活性氧对叶绿体结构的破坏,同时可能通过上调叶绿素合成相关酶的活性,维持光合色素稳定[37];而野生种木蓝叶片CAT活性增幅较小,抗氧化能力弱,可能其叶绿素降解速率大于合成速率[38]。栽培种木蓝的这种"非常规"的叶绿素积累现象,也进一步说明了其在气孔数量减少的情况下,总生物量下降幅度较小可能是因为提高了叶肉细胞光合构件活性与光合效率[39]。

3.3 干旱及复水条件下木蓝内源激素含量的响应

内源激素在逆境感知与信号转导中发挥核心作用[40]。ABA是典型的植物逆境激素,作为干旱胁迫的关键信号分子,在植物遭到胁迫时,ABA大量合成,诱导抗逆性基因的表达并产生大量相关的酶,调控气孔运动影响植物的生长发育,增强植物抵抗力[41]。干旱条件下,IAA也会调整植物生长策略以适应胁迫环境,ETH也可能参与抗氧化防御的基因表达,减轻干旱胁迫对植物细胞的氧化损伤[42-43]。本研究中,2种木蓝的IAA、ABA含量随干旱胁迫的增加而升高,ETH含量则降低,且栽培种ABA、IAA增幅更大,这与罗宏海等[44]和高辉等[40]的研究结论相似,说明干旱胁迫条件下木蓝通过ABA主导的信号通路协同IAA、ETH调控气孔运动及抗氧化基因表达。ABA在早期快速积累,促使气孔关闭与渗透调节物质合成,减少失水;IAA在根部含量显著上升,可能通过增强水分吸收实现功能的补偿;ETH降低则有助于激活抗氧化防御与应激蛋白表达,延缓叶片衰老[45-46]。3种激素间形成的这种交互网络,共同驱动干旱胁迫的多层信号整合。复水后激素恢复至对照水平,表明该调节网络能够恢

复至正常状态，具备可逆性与动态平衡特征。

相关性分析显示，栽培种气孔密度与内源激素含量呈极显著负相关（$P<0.01$），而野生种呈正相关，说明栽培种木蓝具有更高效的激素－气孔调控通路，低ABA浓度引起了气孔响应，减少了激素合成所需的能量消耗，因此其复水后激素恢复更快。主成分分析结果表明，H_2O_2、气孔结构与激素含量对干旱响应的贡献率较高，说明“气孔－抗氧化系统－激素”协同过程是木蓝适应干旱的关键调控路径[47]。2种木蓝的生理响应机制存在高度一致性，但栽培种各指标波动幅度更大，表明人工驯化只是增强了河北木蓝应对干旱胁迫的通路强度和协调性，并未改变其核心耐旱通路[48]。

4　结论

本研究系统比较了2种河北木蓝在干旱－复水过程中的生长特性、生理变化及内源激素动态响应的差异。干旱胁迫下，2种木蓝均会调整生物量分配、减小气孔孔径与密度以降低光合与蒸腾速率，从而有效减少水分损失，维持生存。同时，为应对干旱胁迫诱导的氧化损伤与脱水伤害，2种木蓝通过启动抗氧化防御系统和激活内源激素信号网络，协同减轻细胞膜损伤与光合场所功能衰退，增强抗旱性。2种木蓝的响应模式存在显著差异，栽培种木蓝表现出更积极的应激反应，具有更强的规避干旱能力。此外，复水处理后栽培种木蓝的各指标恢复更快，恢复能力优于野生种。

参考文献 References：

[1] Tan Y, Liu Q, Wang Y F, *et al*. Effects of drought stress and post-drought rewatering on physiological characteristics of potato leaves during flowering and tuber expansion stages. Chinese Journal of Agrometeorology, 2025, 46(2): 189－200.
谭月, 刘青, 王羽飞, 等. 开花期与块茎膨大期干旱胁迫及旱后复水对马铃薯叶片生理特性影响的差异. 中国农业气象, 2025, 46(2): 189－200.

[2] Gong Z Z, Xiong L M, Shi H Z, *et al*. Plant abiotic stress response and nutrient use efficiency. Science China (Life Sciences), 2020, 63(5): 635－674.

[3] Hu X J, Ouyang X, Yu F Y. Effects of drought stress on the growth and biomass of *Pinus massoniana* seedlings in different provenances. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2010, 32(3): 510－516.
胡晓健, 欧阳献, 喻方圆. 干旱胁迫对不同种源马尾松苗木生长及生物量的影响. 江西农业大学学报, 2010, 32(3): 510－516.

[4] Ru J N, Hao B Q, Ji X Q, *et al*. Research progress of abiotic stress responses in wheat. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2025, 53(2): 45－56.
茹京娜, 郝冰清, 冀晓倩, 等. 小麦非生物胁迫响应研究进展. 山西农业科学, 2025, 53(2): 45－56.

[5] Mohammad M, Sadaf C, Daniel K, *et al*. Drought: sensing, signaling, effects and tolerance in higher plants. Physiologia Plantarum, 2021, 172(2): 1291－1300.

[6] Lai J L, Luo X G. High-efficiency antioxidant system, chelating system and stress-responsive genes enhance tolerance to cesium ionotoxicity in Indian mustard (*Brassica juncea* L.). Ecotoxicology & Environmental Safety, 2019, 181: 491－498.

[7] Ma F L, Ma Y H. Effect of drought stress on plants and their response mechanism. Journal of Ningxia University (Natural Science Edition), 2022, 43(4): 391－399.
马福林, 马玉花. 干旱胁迫对植物的影响及植物的响应机制. 宁夏大学学报(自然科学版), 2022, 43(4): 391－399.

[8] Xu H, Xue Y. The physiological response of *Populus alba* to drought stress. Forest Research, 2024, 37(4): 166－173.
徐慧, 薛媛. 银白杨对干旱胁迫的生理响应研究. 林业科学研究, 2024, 37(4): 166－173.

[9] Wang X F, Ma B D, Huang H X, *et al*. Effects of drought stress and rehydration on the physiological characteristics of *Gymnocarpos przewalskii* seedlings. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(4): 93－103.
王小凤, 马步东, 黄海霞, 等. 干旱胁迫及复水对裸果木幼苗生理特性的影响. 草业学报, 2025, 34(4): 93－103.

[10] Liang A H, Ma F Y, Liang Z S, *et al*. Studies on the physiological mechanism of functional compensation effect in maize root system induced by re-watering after drought stress. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 2008, 36(4): 58－64.
梁爱华, 马富裕, 梁宗锁, 等. 旱后复水激发玉米根系功能补偿效应的生理学机制研究. 西北农林科技大学学报(自然科学

版), 2008, 36(4): 58－64.

[11] Xiong H H, Yun C, Jing K X, *et al*. Morphological and physiological changes in *Artemisia selengensis* under drought and after rehydration recovery. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 851942.

[12] Wang X X, Li Y, Zhang B, *et al*. Effects of drought stress and rehydration on root growth and physiological characteristics of oats. Acta Agrestia Sinica, 2020, 28(6): 1588－1596.
王晓雪, 李越, 张斌, 等. 干旱胁迫及复水对燕麦根系生长及生理特性的影响. 草地学报, 2020, 28(6): 1588－1596.

[13] Guo L N, He B F. Study on germination of *Indigofera bungeana* Walpers seeds. Shaanxi Journal of Agricultural Sciences, 2022, 68(8): 24－28, 62.
郭丽娜, 何必凤. 河北木蓝种子萌发特性研究. 陕西农业科学, 2022, 68(8): 24－28, 62.

[14] Zhao X L, Yang L N, Zhu Z M, *et al*. Morphological variation of *Indigofera bungeana* complex. Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences), 2020, 40(2): 63－70.
赵雪利, 杨丽娜, 朱章明, 等. 河北木蓝复合群的形态变异研究. 西南林业大学学报(自然科学), 2020, 40(2): 63－70.

[15] Zheng X, Gao X F, Xu B, *et al*. Chromosomal studies on seven species of *Indigofera* L. Plant Science Journal, 2011, 29(4): 417－422.
郑霞, 高信芬, 徐波, 等. 七种木蓝属植物的染色体研究. 植物科学学报, 2011, 29(4): 417－422.

[16] Jia W, Yong J Y, Li A T, *et al*. *Indigofera bungeana* Walp.: callus induction and adventitious bud differentiation culture. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2023, 39(21): 109－117.
贾薇, 雍嘉仪, 李傲天, 等. 木蓝愈伤组织诱导与不定芽分化培养. 中国农学通报, 2023, 39(21): 109－117.

[17] Niu X J, Nie J, Yang Z Y, *et al*. Leaf morphological responses of *Indigofera bungeana* to drought stress. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2020, 40(4): 613－623.
牛雪婧, 聂靖, 杨自云, 等. 河北木蓝叶表型对干旱胁迫的响应. 西北植物学报, 2020, 40(4): 613－623.

[18] Jiao Y H, Fu W, Geng X, *et al*. Study on propagation of *Indigofera bungeana* Walp. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2009, 37(34): 16824－16825.
焦云红, 付伟, 耿霄, 等. 河北木蓝繁殖研究. 安徽农业科学, 2009, 37(34): 16824－16825.

[19] Ran Q F, He W, Xu Y D, *et al*. Research development of *Indigofera pseudotinctoria* Matsum. China Feed, 2019(13): 87－90.
冉启凡, 何玮, 徐远东, 等. 优质木本饲用植物马棘研究进展. 中国饲料, 2019(13): 87－90.

[20] Wen J W, Chen H X, Teng Y P, *et al*. Variation of leaf stomatal traits in *Quercus* species along the altitudinal gradient in Taibai Mountain, China. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(18): 6712－6721.
温婧雯, 陈昊轩, 滕一平, 等. 太白山栎属树种气孔特征沿海拔梯度的变化规律. 生态学报, 2018, 38(18): 6712－6721.

[21] Xu W, Ji S F. Effect of different extraction methods on chlorophyll content. Journal of Langfang Normal University (Natural Science Edition), 2022, 22(4): 56－59.
徐伟, 季索菲. 提取方法对叶绿素含量的影响. 廊坊师范学院学报(自然科学版), 2022, 22(4): 56－59.

[22] Mu D Y, Yang N. Physiological responses of five *Chrysanthemum morifolium* cultivars to drought stress. Northern Horticulture, 2025, 19(6): 45－50.
慕德宇, 杨宁. 五个地被菊品系对干旱胁迫的生理响应. 北方园艺, 2025, 19(6): 45－50.

[23] Wang Y Q, Zhou S H, Ma F L, *et al*. Response of osmoregulatory substances and antioxidant enzyme activities in hetero morphic leaves of *Populus euphratica* Oliv. to groundwater depth. Plant Science Journal, 2024, 42(2): 221－231.
王雨晴, 周守航, 马富龙, 等. 胡杨异形叶渗透调节物质及抗氧化酶活性对地下水埋深梯度的响应. 植物科学学报, 2024, 42(2): 221－231.

[24] Liu Y, Wan L Q, Hai M R. Effects of exogenous melatonin on leaf antioxidant and hydrogen peroxide in potato seedlings under UV-B radiation. Jiangsu Agricultural Sciences, 2023, 51(9): 60－67.
刘莹, 万丽嫱, 海梅荣. 外源褪黑素对UV-B辐射下马铃薯苗期叶片抗氧化物和过氧化氢的影响. 江苏农业科学, 2023, 51(9): 60－67.

[25] Dong F H, Pei H B, Zhang Y Q, *et al*. Effects of drought stress and rehydration on growth and content of endogenous hormone in leaves of *Fagopyrum tataricu*. Journal of Agricultural Science and Technology, 2019, 21(12): 41－48.
董馥慧, 裴红宾, 张永清, 等. 干旱胁迫与复水对苦荞生长及叶片内源激素含量的影响. 中国农业科技导报, 2019, 21(12): 41－48.

[26] Shi M J, Li B, Yi L T, *et al*. Sexual divergence of *Populus deltoides* seedlings growth and ecophysiological response to drought

and rewatering. Chinese Journal of Plant Ecology, 2023, 47(8): 1159－1170.
施梦娇, 李斌, 伊力塔, 等. 美洲黑杨幼苗生长和生理生态指标对干旱－复水响应的性别差. 植物生态学报, 2023, 47(8): 1159－1170.

[27] Zhao Y, Wu M, Deng P, *et al*. Effects of drought and rewatering on growth and physiology characteristics of *Wedelia chinensis* and *Wedlia trilobat*. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 2021, 49(4): 113－122.
赵英, 吴敏, 邓平, 等. 干旱与复水对2种蟛蜞菊生长及生理生化特性的影响. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2021, 49(4): 113－122.

[28] Li J W, Bai B, Hou Y Q, *et al*. Stomatal and photosynthetic physiological characteristics of dryland wheat varieties in semiarid rainfed agriculture area in Northwest of China. Journal of Triticeae Crops, 2025, 45(5): 593－607.
李静雯, 白斌, 厚毅清, 等. 西北半干旱雨养区旱地冬小麦品种气孔与光合生理特点分析. 麦类作物学报, 2025, 45(5): 593－607.

[29] Chen M, Chen L, Li S J, *et al*. Effects of drought stress on physiological characteristics and stomatal morphology of different cassava seedling. Journal of Sichuan Agricultural University, 2024, 42(5): 1049－1056, 1084.
陈默, 陈璐, 李双江, 等. 干旱胁迫对不同木薯苗期生理特性及气孔形态的影响. 四川农业大学学报, 2024, 42(5): 1049－1056, 1084.

[30] Liu Z J, Qin R X, Shi Q L, *et al*. Response of Chinese cabbage seedlings to drought stress and rehydration. Plant Physiology Journal, 2023, 59(7): 1311－1320.
刘紫俊, 秦瑞鑫, 石启玲, 等. 大白菜幼苗对干旱胁迫和复水的响应. 植物生理学报, 2023, 59(7): 1311－1320.

[31] Bosabalidis M A, Kofidis G. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. Plant Science, 2002, 163(2): 375－379.

[32] Yin Y, Cheng S, Liu D H, *et al*. Research progress in exogenous hydrogen peroxide (H_2O_2) affecting plant growth and physiological metabolism under abiotic stress. Biotechnology Bulletin, 2025, 41(1): 1－13.
殷缘, 程爽, 刘定豪, 等. 外源过氧化氢(H_2O_2)影响非生物胁迫下植物生长与生理代谢机制的研究进展. 生物技术通报, 2025, 41(1): 1－13.

[33] Wang Y, Yu S M, Wang J Y, *et al*. Effects of drought stress and rehydration on physiological characteristics of *Hemerocallis fulva*. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2023, 39(19): 58－64.
王洋, 于森淼, 王旌扬, 等. 干旱胁迫和复水对萱草的生理特性的影响. 中国农学通报, 2023, 39(19): 58－64.

[34] Zhao H, Han Z B, Yang Y T, *et al*. Effects of biochar on photosynthetic parameters and physiological characteristics of coffee seedlings under drought and rehydration conditions. Chinese Journal of Tropical Agriculture, 2025, 45(6): 43－50.
赵颢, 韩泽邦, 杨云天, 等. 生物炭对干旱及复水处理下咖啡苗光合参数和生理特性的影响. 热带农业科学, 2025, 45(6): 43－50.

[35] Nicholas S, Dominique A. Hydrogen peroxide metabolism and functions in plants. New Phytologist, 2019, 221(3): 1197－1214.

[36] An Y, Zhang Q Y, Li S B, *et al*. Effects of drought stress and rehydration on antioxidant enzyme activity and photosynthetic characteristic of *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. Journal of Ningxia Agriculture and Forestry Science and Technology, 2021, 62(7): 1－5.
安钰, 张清云, 李生兵, 等. 干旱胁迫及复水对甘草叶片抗氧化酶活性和光合特性的影响. 宁夏农林科技, 2021, 62(7): 1－5.

[37] Meng X H, Zhang Y J, Pi L, *et al*. Effect of shading on the photosynthetic pigment and protective enzyme activities in *Pinellia ternata* leaves. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2007, 27(6): 1167－1171.
孟祥海, 张跃进, 皮莉, 等. 遮荫对半夏叶片光合色素与保护酶活性的影响. 西北植物学报, 2007, 27(6): 1167－1171.

[38] Lin J H, Li J, Li G, *et al*. Effect of lead stress on growth and physiological properties in *Torreya grandis* seedlings. Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology, 2017, 37(1): 33－40.
林建红, 李军, 李古, 等. 铅对榧树幼苗生长及生理特性的影响. 浙江林业科技, 2017, 37(1): 33－40.

[39] Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. Annals of Botany, 2009, 103(4): 551－560.

[40] Gao H, Zhang H F, Yuan S A, *et al*. Response of plant endogenous hormone to drought threat stress. Journal of Green Science and Technology, 2013(11): 5－7.
高辉, 张红芳, 袁思安, 等. 植物内源激素对干旱胁迫的响应研究. 绿色科技, 2013(11): 5－7.

[41] Wei S Y, Javed T, Liu T T, *et al*. Mechanisms of abscisic acid (ABA)-mediated plant defense responses: An updated review. Plant Stress, 2025, 15: 100724.

[42] Meng L S. Compound synthesis or growth and development of roots/stomata regulate plant drought tolerance or water use efficiency/water uptake efficiency. Journal Agricultural and Food Chemistry, 2018, 66(14): 3595-3604.

[43] He J L, Zhao S Q, Wang Y N, *et al*. Response of endogenous hormones of tobacco to drought stress. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2015, 31(30): 205-209.
何俊龙, 赵世钦, 王彦楠, 等. 烟草内源激素对干旱胁迫响应的研究进展. 中国农学通报, 2015, 31(30): 205-209.

[44] Luo H H, Han H Y, Zhang Y L, *et al*. Effects of drought and re-watering on endogenous hormone contents of cotton roots and leaves under drip irrigation with mulch. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(4): 1009-1016.
罗宏海, 韩焕勇, 张亚黎, 等. 干旱和复水对膜下滴灌棉花根系及叶片内源激素含量的影响. 应用生态学报, 2013, 24(4): 1009-1016.

[45] Mehtab A M, Muhammad W, Hassan B J, *et al*. Mechanisms of abscisic acid-mediated drought stress responses in plants. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(3): 1084.

[46] Wang L B, Zu W, Dong S K, *et al*. Effects of drought stresses and times on compensation effect after re-watering in soybean. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2015, 31(11): 150-156.
王利彬, 祖伟, 董守坤, 等. 干旱程度及时期对复水后大豆生长和代谢补偿效应的影响. 农业工程学报, 2015, 31(11): 150-156.

[47] Liu H, Song S B, Zhang H, *et al*. Signaling transduction of ABA, ROS, and Ca^{2+} in plant stomatal closure in response to drought. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(23): 14824.

[48] Doebley F J, Gaut S B, Smith D B. The molecular genetics of crop domestication. Cell, 2006, 127(7): 1309-1321.